植 物 分 类 学 报 24 (6): 458—463 (1986)
Acta Phytotaxonomica Sinica

白皮松后期胚发育的研究

陈祖铿　王伏雄
(中国科学院植物研究所，北京)

摘要　白皮松成熟胚的显著特点是苗端发达，胚苗端的 H/D (高度与直径)比率平均为 0.83，有时达 0.96，为松柏类植物所罕见。它的苗端可分为四个细胞区：顶端原始细胞、中央母细胞、周缘组织和肋状分生组织区。在肋状分生组织与下胚轴的髓之间，有一过渡组织区.

从成熟胚的结构来看，松科成熟胚基本上可以分为 3 种类型：1.子叶特别发达，但下胚轴短；2.下胚轴与根冠近等长；3.下胚轴比较发达，白皮松就是这种类型。

关键词　白皮松;后期胚;苗端

白皮松 *pinus bungeana* 属松属单维管束亚属白皮松组。它是雌雄同株。于五月上旬传粉，受精作用大部发生在翌年五月底至六月初，从传粉到受精作用，雄配子体发育大约经过 13 个月的间隔时间。雌球果原基在第二年三月间仍被苞片紧裹与叶原基(也被苞片紧裹)用肉眼难于鉴别。随后，雌球果原基明显膨大，并与叶原基同时突破新枝顶端的苞鳞，这时，借解剖镜即可把二者区分。五月初珠鳞张开，开始周期性分泌传粉滴。白皮松传粉和受精之间，有一个相对休眠的严寒越冬阶段；但受精作用与胚胎发育过程却是连续进行的，并在七月初进入后期胚的分化时期。本文将着重报告白皮松后期胚的发育和分化。

材 料 与 方 法

白皮松后期胚的研究材料采自中国科学院植物研究所庭园，1978 至 1982 年间定期固定于 FAA 和那瓦申溶液中，石蜡切片厚度约 8—10μm，染色用铁矾和 0.5% 苏木精以及 PAS 反应方法(朱澂 1965 年)。

观 察 结 果

白皮松的受精作用大约在一周内完成，紧接着进行原胚发育和幼胚分化，并在 1 个月之内基本完成早期胚的发育阶段。后期胚的发育持续时间较长，约在 3—4 个月之内逐步完成后期胚的"分化"、"生长"和"成熟"阶段。

(一) 后期胚的分化　幼胚多细胞团形成之后，从形态结构上看，胚已经建立起明显的极性(图版 1:1)。以后胚细胞的分裂活动主要表现在胚的游离端，这时主要是胚各种组织和器官的分化。后期胚的分化在形态上大致可以分为四个时期：(1) 7 月 3 日至 15 日(1978 年)为柱状胚时期。胚的游离端细胞分裂旺盛，细胞体积小，但数目多；胚柄端细胞相对不活跃，细胞体积较大，数目较少。(2) 7 月15日至 20 日左右，为焦点区细胞活动时期，但子叶原基尚未分化。这时在胚游离端深处，出现弧形排列的细胞。(3) 7月21

李芝莉和常永祯同志参加植物制片和染色工作，特此致谢。

日至25日前后，为苗端隆起时期，这时子叶原基虽已形成，但苗端远比子叶原基高，胚的各种组织和器官已基本分化完成（图版1:2—3)。(4) 7月底子叶原基细胞的平周分裂活跃,因此子叶原基的高度开始超过苗端(图版1:4)。7至8月间，在后期胚分化的基础上,胚各种组织和器官得到进一步的发育和完善。10月上旬胚逐渐成熟,种鳞干裂，种子脱落。成熟胚的总长度达 1860 μm 左右，其各部分组织的长度，参见表 1。

表1　成熟胚各部分组织的长度关系

Table 1. Length ratios of the various tissues in the mature embryo

特点 character / 组织 tissue	长度 (μm) length	占胚总长度的百分比 the percent of each tissue in the total length of embryo
下胚轴 hypocotyl	790	42%
根冠 root cap	540	29%
子叶 cotyledon	460	25%
压缩胚柄 appressed suspensors	70	4%

从表1可以看出,在白皮松成熟胚中,下胚轴特别发达，几为胚总长度之半。根冠与子叶的长度相近。此刻胚迅速生长,胚柄被强烈挤压所占相对空间很小。

在白皮松后期胚的分化过程中,原表皮组织最先出现于柱状胚时期,在胚的各种器官和组织分化完成后,它上接苗端下连环柱组织。由于原表皮组织为单层细胞,切向排列呈狭长形,所以界线特别分明(图版 2:1)。在下胚轴中,原表皮内侧为胚皮层组织。7月中苗端分化时,皮层细胞的层次较少,大约 5—7 层，而且它们多数为环柱组织的连续细胞。到7月底,皮层细胞的层次逐渐增多,宽度达 10—12 层细胞。在原表皮之下 1—3 层细胞的深处,常间有树脂细胞分布。树脂细胞很长,核相应也成长椭圆形,核内往往有 4—5 个成线形排列的核仁，苏木精染色呈浅红色。根据文献记录 (Sterling 1949)，根原始细胞是后期胚分化的活动中心，但它的有丝分裂相却很少实际观察到。根原始细胞及其核较大，在光学显微镜下其形态很象苗端母细胞。成熟胚的根原始细胞区高约 3—4 层细胞，宽达 6—7 层细胞(图版 2:3)。原形成层细胞的平周分裂比垂周分裂频繁,致使细胞呈狭长形,而且细胞质特别浓,所以它鲜明地把胚皮层组织与髓的界线隔离开。7月底胚的各种组织和器官分化完成后,下胚轴中的原形成层组织达 14—15 层细胞宽。在原形成层中也有树脂细胞分布。紧挨根原始细胞的下方，为根冠的柱状组织。7月初在后期胚的各种组织开始分化时，柱状组织只有 4—5 行细胞宽。7月底胚的各种组织基本分化完成时,柱状组织约 8—10 行细胞宽,高达 20 层细胞,细胞排列比较规则而整齐。环柱细胞虽与皮层是连续的,但在后期胚进一步发育时,它显示下列明显特点：(1) 由于它的平周分裂多,致使细胞呈狭长形,并稍弯曲；(2) 皮层细胞这时垂周分裂旺盛,细胞呈近方形,因而与环柱细胞略有不同。在苗端分化后,白皮松的髓部细胞明显分化,这时髓细胞的液泡

化程度高；7月底髓的宽度约有13—14层细胞宽。成熟胚子叶多数,达10枚左右(图版2:4)。

（二）成熟胚的苗端结构　白皮松后期胚发育的重要特点之一是苗端分化早,在7月底胚的各种组织基本分化完成时,苗端已经达到最高的抛物线形态,并在以后的2个多月中,虽然胚的其他组织和器官，尤其是子叶生长很快，苗端却已处于不活跃状态（图版2:1—2),从表2可看到此点。

表2　白皮松后期胚的苗端形态

Table 2 shoot apex of late embryo in *Pinus bungeana*

ordinal numbers of embryos 胚序号	developmental date 发育日期	height of shoot 苗端高度 H(μm)	diameter of shoot 苗端直径 D(μm)	radio H/D 比率
1	78.7.29	324	430	0.75
2	78.7.29	324	468	0.69
3	78.7.29	324	430	0.75
4	78.7.29	324	430	0.75
5	78.7.29	324	382	0.84
6	78.7.29	345	367	0.94
7	78.7.29	345	367	0.94
8	78.7.29	338	367	0.92
9	78.8.1	266	350	0.76
10	78.8.1	288	350	0.82
11	78.8.1	288	350	0.82
12	78.8.2	337	350	0.96
13	78.8.2	337	350	0.96
14	78.8.2	337	374	0.90
15	78.9.18	374	430	0.86
16	78.9.18	374	430	0.86
17	78.9.18	374	430	0.86
18	78.9.18	274	360	0.76
19	78.9.18	274	360	0.76
20	78.9.18	274	360	0.76

从表2可以看出，在随机取样的20个白皮松后期胚中,它的H/D比率最低为0.69,最高达0.96。平均H/D比率为0.83。这表明，它的苗端发达，相对高度很大（图1)。

白皮松苗端在后期胚阶段，明显表现出银杏型的细胞学分区现象。从苗端纵切面明显看到4个区：顶部正中为顶端原始细胞,其外形及核均大，近等径,排列成一层。其正下方为中央母细胞区,这些细胞和核比较大,约3层细胞高，细胞壁稍厚。在中央母细胞区与下胚轴髓的交界处,有一过渡区,此区的特点是细胞长,约有6—10行细胞宽,它们与髓部细胞是连续的。这个过渡区，Sacher（1954）称之为肋状分生组织（图1)。有趣的是,经PAS反应表明，该区和下胚轴髓部细胞所含淀粉丰富，而顶端原始细胞和中央母细胞区的淀粉分布则较少。周围区细胞相对为狭长形，细胞排列略有一些倾斜，约4—5层细胞宽。

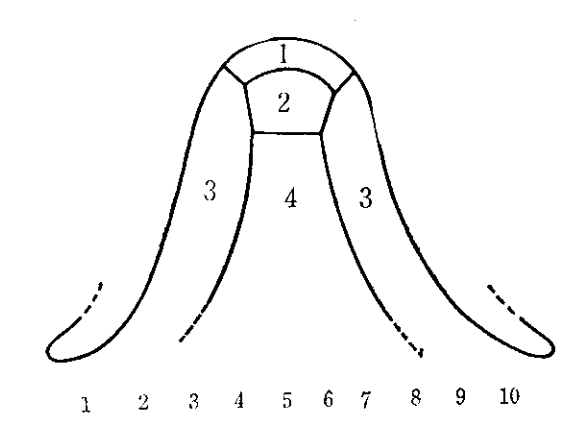


图 1　白皮松成熟胚分区图解　1.顶端原始细胞 the apical initials　2.中央母细胞 the central mother cells　3.周缘组织 the peripheral tissue　4.肋状分生组织 the rib meristem

讨 论 与 结 论

在松科 10 个属中，除金钱松外，其他几个属的后期胚胎发育，都不同程度地有过报告[2,8,9,13,14,18]。其中成熟胚最特殊的是云南油杉 *Keteleeria evelyniana*，它的子叶特别发达，而下胚轴则很短[18]详见表 3。

表 3　松科各属成熟胚若干特点的比较

Table 3　Some features of the mature embryo in all the genera of pinaceae

属　名	genus	裂生多胚 cleavage polyembryony	成熟胚 mature embryo			类　型 type
			下胚轴% hypocotyl	根冠% root cap	子叶% cotyledon	
油杉属	*Keteleeria*	+	5	31	64	1
冷杉属	*Abies*	−	53	12	35	3
黄杉属	*Pseudotsuga*	−	58	21	21	3
铁杉属	*Tsuga*	+	51	19	30	3
银杉属	*Cathaya*	+	40	35	25	3
云杉属	*Picea*	−	40	40	20	2
落叶松属	*Larix*	−	40	40	20	2
金钱松属	*Pseudolarix*	−				
雪松属	*Cedrus*	+	34	26	40	1
松　属	*Pinus*	+	39	34	27	3
白皮松	*P. bungeana*	+	42	33	25	根冠中包括压缩胚柄

表 3 表明，松科成熟胚的结构大致有三种类型：(1)子叶特别发达，如油杉和雪松属；(2)下胚轴与根冠部分的比例基本相同，如云杉属和落叶松属；(3)多数属(包括白皮松)，成熟胚的下胚轴成分占优势。第三种情况在松柏类植物中也是普遍存在的。其中最有趣的是香榧成熟胚倒与云南油杉十分类似，其共同特点是子叶特别发达[7]。而柏科的福建柏以及红豆杉科的白豆杉和穗花杉等，却与白皮松等多数松科成熟胚的结构比例相似[5,6]。

松科植物的成熟胚一般具髓和分泌细胞;杉科植物的胚,如水杉和秃杉 *Taiwania flousiana* 等,虽然不具髓,但它们有分泌分子[1,3]。福建柏、红豆杉和白豆杉的后期胚,下胚轴既没有髓,也无分泌细胞[16,5,6]。可见松科、杉科和柏科成熟胚的基本组织结构是有区别的。

白皮松成熟胚苗端特别发达,平均 H/D 比率为 0.83,最高达 0.96,这在松柏类植物中实为罕见。Gifford (1943) 曾经注意到 *Ephedra altissima* 的强壮苗端,平均 H/D 比率为 0.44—0.68;而西黄松 *Pinus ponderosa* 5 年龄枝条的苗端 H/D = 0.25, 15 年龄的 H/D = 0.35[17];赤松 *Pinus densiflora* 的休眠期苗端 H/D = 0.35, 新芽形成时 H/D= 0.52[10]。不管是枝条或成熟胚的苗端,据现有资料看,白皮松的苗端 H/D 比率是最高的。白皮松成熟胚的苗端可以分为 4 个区 (图 1)。值得注意的是, Owston (1969) 把北美乔松 *Pinus strobus* 的苗端分为 5 个区,其中在中央细胞与肋状分生组织区之间,具有一个过渡区 (transition zone)。而 Sacher (1954) 在糖松 *Pinus lambertiana* 及西黄松 *Pinus ponderosa* 中,则把苗端分为 4 个区,其中没有过渡区。白皮松成熟胚的苗端看来比较接近糖松和西黄松。

参 考 文 献

[1] 王伏雄、钱南芬,1964: 水杉的胚胎发育。植物学报 **12**(3): 241—254。
[2] 王伏雄、陈祖铿,1974: 银杉的胚胎发育。植物学报 **16**(1): 64—70。
[3] 王伏雄、李宪章、陈祖铿,1980: 秃杉的胚胎发育及其与杉科各属的比较。植物分类学报 **18**(2): 129—137。
[4] 朱澂,1965: 高碘酸-锡夫反应作为一种染色方法在植物组织学上的作用。植物学报 **11**: 155—163
[5] 陈祖铿、王伏雄,1978: 白豆杉的胚胎发育及其系统位置的商榷。植物分类学报 **16**(2): 1—10。
[6] 陈祖铿、王伏雄,1981: 福建柏后期胚的发育。植物学报,**23**(4): 266—272。
[7] 汤仲埙、陈祖铿、王伏雄,1985: 香榧后期胚的发育与结构。植物学报 **27**(6): 582—588。
[8] Allen, G. S., 1977: Embryogeny and the development of the apical meristems of Pseudotsuga. II. late embryogeny. *Amer. J. Bot.*, 34: 73—80.
[9] Buchholz, J. T. and Old, E. M., 1933: The anatomy of the embryo of Cedrus in the dormant stage. *Amer. J. Bot.*, **20**: 35—44.
[10] Hanawa, J., 1966: Growth and Development in the shoot apex of Pinus densiflora. I. growth periodicity and structure of the terminal vegetative shoot apex. *Bot. Mag. (Tokyo)*. **79**: 737—746.
[11] Owston, P. W., 1969: The shoot apex in eastern white pine: its structure. seasonal development, and variation within the grown. *Can. J. Bot.*, **47**: 1181—1188.
[12] Sacher, J. A., 1954: Structure and seasonal activity of the shoot apices of Pinus lambertiana and Pinus ponderosa. *Amer. J. Bot.*, **41**: 749—759.
[13] Schop, f, J. M., 1943: The embryology of Larix. *Illinois Biol. Monogr*, **19**(4): 1—97.
[14] Spurr, A. R., 1949: Histogenesis and organization of the embryo in Pinus strobus L. *Amer. J. Bot.*, **36**: 629—641.
[15] Sterling, C., 1949: Embryonic differentiation in Taxus cuspidata. *Bull. Torr. Bot. Club.*, **76**: 116—133.
[16] Tepper, H. B., 1963: Dimensional and zonational variation in Dormant shoot apices of Pinus ponderosa. *Amer. J. Bot.*, **50**: 589—596.
[17] Wang, F. H., 1947: Late embryogeny of Keteleeria. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, **1**: 133—140.

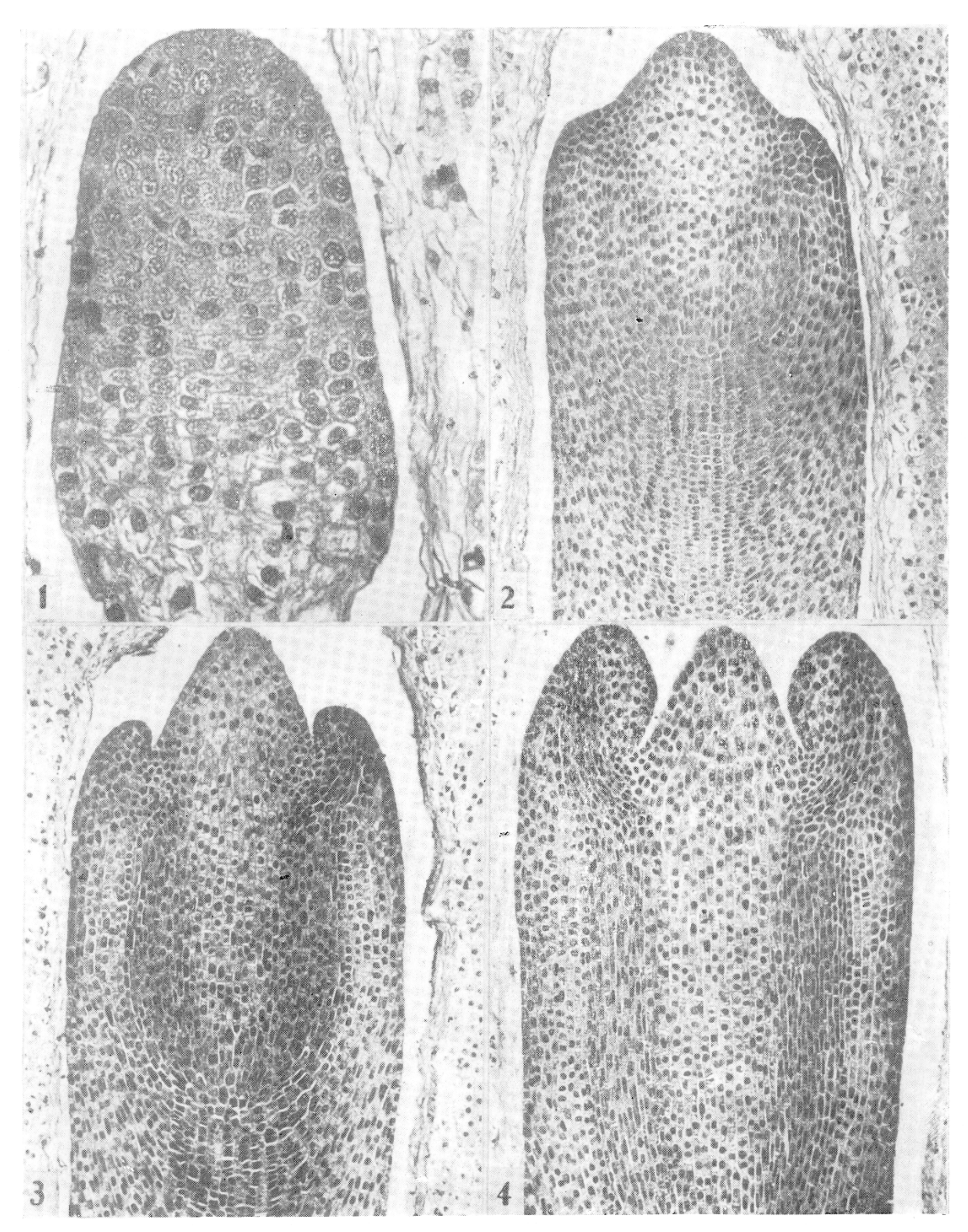
LATE EMBRYOGENY OF PINUS BUNGEANA

CHEN ZU-KENG WANG FU-HSIUNG
(Institute of Botany, Academia Sinica, Peking)

Abstract Except for Pseudolarix, which is endemic to China, the late embryogeny of ten genera of Pinaceae has been reported before in the diffferent degree. Among them the mature embryos of *Keteleeria evelyniana* are different from those of the others in having well-developed cotyledons and a very short hypocotyl. As far as information we have is concerned there are three types in structure of the mature embryos of Pinaceae. The first type occurs in *Keteleeria* and *Cedrus,* which have very well-developed cotyledons; the second one appears in *Picea* and *Larix,* in which the hypocotyl and the root cap are equal in length; the third one, to which *Pinus bungeana* belongs, includes all the other genera of Pinaceae. The last type is of a prominent hypocotyl in the mature embryos. It is interesting to note that the mature embryos of *Torreya grandis* and *Keteleeria evelyniana* are very similar in having specially developed cotyledons, while the proportions of the various tissues in the mature embryo in *Fokienia* of Cupressaceae as well as *Taxus* and *Amentotaxus* of Taxaceae are similar to those of *Pinus bungeana.* The pith and secretory cells are usually present in the mature embryos of Pinaceae. Although no pith is present in those of *Metasequoia* and *Taiwania* of Taxodiaceae, the secretory cells generally occur in their embryos in *Fokienia* of Cupressaceae and *Taxus* and *Pseudotaxus* of Taxaceae, neither pith nor secretory cells are present in their hypocotyl. From above, the structures of mature embryos among Pinaceae, Taxodiaceae and Cupressaceae are different from one another to some degree.

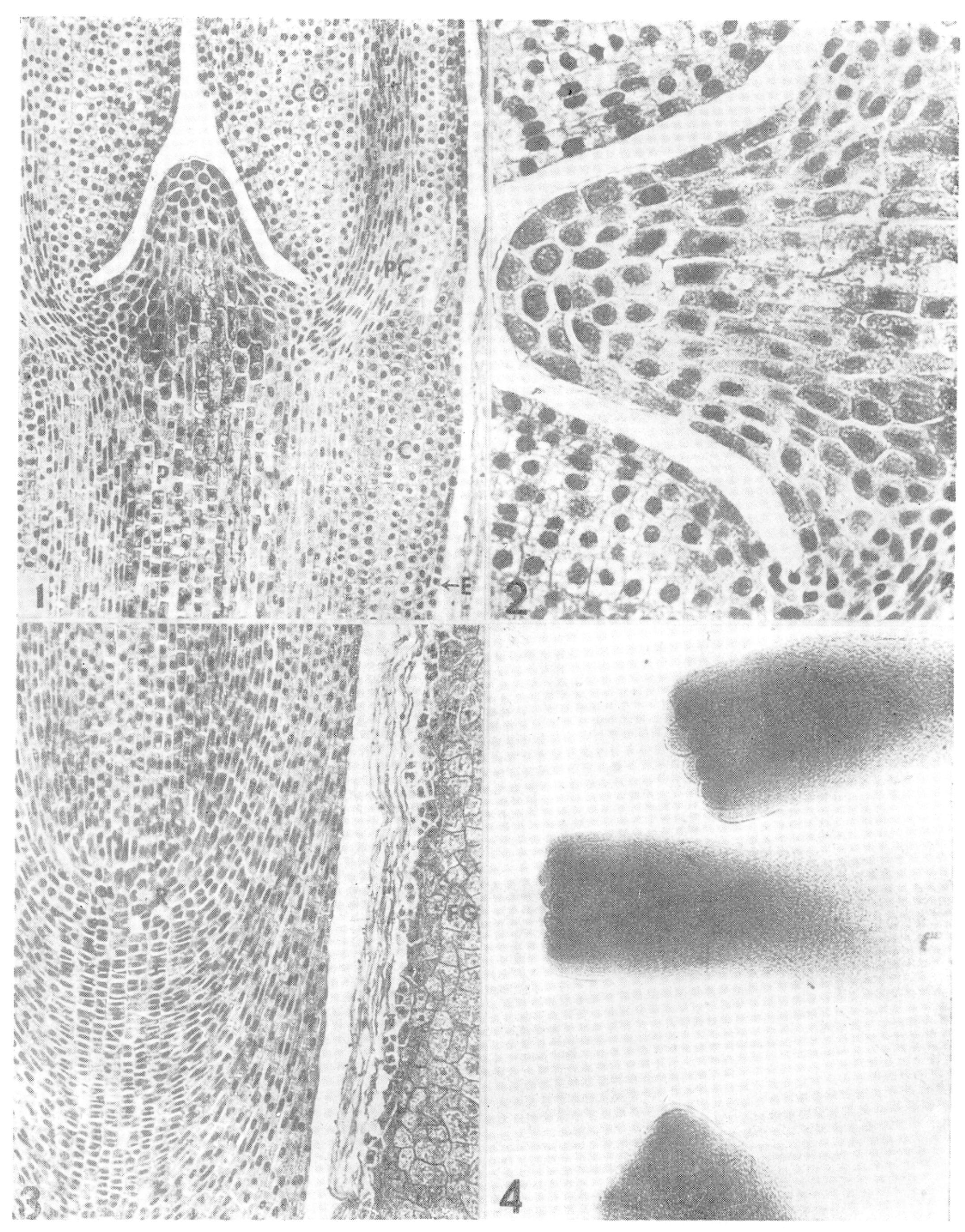
The most outstanding feature of the matur embryos in *Pinus bungeana* is that the shoot apex is very well developed, with a high H/D ratio, about 0.83 on an average, even up to 0.96 in some case. Above-mentioned H/D ratio of *Pinus bungeana* is rare in the mature embryos of conifers. Gifford (1943) reports that the average H/D ratio of shoot apex of *Ephedra altissima* is from 0.44 to 0.68, while in 5-year-old branch apex of *Pinus ponderosa,* the average ratio is about 0.25, and that in 15-year-old branch apex is about 0.35. For the apex of the dormant short shoots of *Pinus densiflora* the average ratio is about 0.35, but that of shoot apex is about 0.52 when new buds have just formed. According to the present data about shoot apices of both branches and mature embryos, the average ratio of shoot apex of mature embryos in *Pinus bungeana* is the largest one. From the present investigation the shoot apex of mature embryos of *Pinus bungeana* exhibits four distinct tissue zones, i.e. the apical initials, the central mother cell zone, the peripheral tissue zone and the rib meristem. It is worthy of note that the shoot apex of *Pinus strobus* may be divided into five zones, including transition zone between central mother cells and rib meristem (Owston, 1968). Four zones are recognized in the shoot apex of *Pinus lambertiana* and *P. ponderosa,* without transition one (Sacher, 1954). From cytological zonation, the shoot apex of mature embryos in *Pinus bungeana* is rather similar to that of *Pinus lambertiana* and *P. ponderosa.*

Key words *Pinus bungeana;* late embryo; shoot apex



1.示白皮松柱状胚； 2.苗端分化； 3.子叶原基分化； 4.子叶与苗端在一个生长水平。

1.Showing columnar embryo of pinus bungeana ×65; 2. Differention of shoot apex ×26; 3. Differentiation of cotyledon primordium ×26; 4. The growth of cotyledon and shoot apex is at the same level ×26.



1.示白皮松胚的各种组织； 2.苗端放大； 3.示根原始细胞； 4.整体解剖的胚。

1. Showing tissues of embryo in pinus bungeana. ×26; 2. Enlargement of shoot apex. ×65. 3. Root initial cells. ×26; 4. The dissected embryos ×10. Legends: c = cortex, co = cotyledon, e = embryonic epidemis, fg = female gametophyte, p = pith, pc = procambium.